Todo organismo viviente es capaz de producir otros nuevos organismos semejantes a él (principio 10, pág. 15). Si admitimos que todo ser viviente es mortal, y que cada organismo está dotado de una vida que eventualmente puede acabar, tenemos que admitir que es indispensable la reproducción. De igual modo que Samuel Butler llegó a la conclusión de que un pollo es un huevo en vías de formar otro huevo, la mayor parte de los biólogos piensan que la capacidad de reproducción es el último objetivo de todo proceso vital.

La palabra «reproducción» implica la idea de replicación, y es cierto que la reproducción biológica casi siempre produce una copia exacta de la unidad progenitora. Sin embargo, la reproducción sexual, practicada por la mayoría de los animales, da lugar a una *diversidad* necesaria para la supervivencia de un mundo en constante cambio. Al menos para los animales pluricelulares, la reproducción sexual ofrece enormes ventajas sobre la reproducción asexual, según se explicará después. El proceso reproductor, tanto sexual como asexual, incluye un modelo básico: (1) la conversión de materiales del medio en descendientes o en células sexuales que se desarrollarán como descendientes de una constitución semejante, y (2) la transmisión de un patrón hereditario o código (ADN), procedente de los progenitores (principio 17, página 17).

NATURALEZA DEL PROCESO REPRODUCTOR

Los dos tipos fundamentales de reproducción son la asexual y la sexual. En la **asexual**, solamente existe un progenitor y no hay órganos reproductores o células especializadas. Cada organismo puede producir copias genéticamente idénticas a sí mismas tan pronto como llega al estado adulto. La producción de copias es maravillosamente simple y directa, además de rápida. La reproducción **sexual** generalmente implica dos progenitores, cada uno de los cuales contribuye con **células sexuales** especiales, o **gametos** que, al unirse, desarrollan un nuevo individuo. El **zigoto** formado de esta unión recibe el material genético de *ambos* padres y, generalmente, difiere de ambos progenitores. La combinación de genes produce un individuo genéticamente único, aunque lleve características de la especie también lleva rasgos que determinan que sea diferente a sus padres.

La reproducción sexual, por recombinación de los caracteres parentales, tiende a múltiples variaciones, y hace posible una más rica y diversificada evolución. Los mecanismos de intercambio de genes entre los individuos son mucho más limitados en los organismos que tienen sólo reproducción asexual. Esto parece explicar por qué las formas que sólo pueden reproducirse asexualmente, son unicelulares; son formas capaces de multiplicarse rápidamente lo bastante para superar la desventaja de la replicación repetida de productos idénticos.

Así pues, en los organismos asexuales tal como hongos y bacterias que son haploides (portan solamente una serie de genes), las mutaciones aparecen inmediatamente, y la evolución puede actuar con gran rapidez. En los animales sexuales, por otra parte, la mutación de un gen, a menudo no se expresa inmediatamente, sino que puede quedar enmascarada por su pareja normal en el cromosoma homólogo. (Son cromosomas homólogos los que forman parejas durante la meiosis y tienen genes que controlan las mismas características.) Solamente hay una remota posibilidad de que ambos miembros de un par de genes puedan mutar del mismo modo y en el mismo momento.

Reproducción asexual

Como se ha señalado anteriormente, la reproducción asexual únicamente es común entre las formas más sencillas de vida, tales como bacterias, protozoos, cnidarios, briozoos, y algunos otros. Falta entre los invertebrados superiores (moluscos y artrópodos) y es rara entre los vertebrados. Incluso en los filos o ramas en que se presenta, la mayor parte de sus representantes emplea el método sexual a la vez. En estos grupos, la reproducción asexual asegura un incremento rápido en número cuando la diferenciación del organismo no ha llegado hasta el punto de formar gametos altamente especializados.

Las formas de reproducción asexual son la división binaria, gemación (tanto interna como externa), fragmentación y división múltiple. La **división binaria** es la forma común en bacterias y protozoos, pero está muy limitada entre los metazoos. En este caso el cuerpo de los progenitores se divide en dos partes aproximadamente iguales, cada una de las cuales se desarrolla hasta formar un individuo semejante al progenitor. La división puede ser transversal o longitudinal. La **gemación** es una división desigual del organismo. El nuevo ser surge como una excrecencia (yema) del progenitor. Esta yema desarrolla órganos semejantes a los del organismo parental y, generalmente, entonces se separa de él. Si la yema se forma sobre la superficie es una yema externa, pero en algunos casos hay yemas internas, o **gémulas.** Las gémulas son acúmulos de células rodeadas de una cubierta densa situadas dentro de la pared del cuerpo. Cuando este cuerpo del progenitor se desintegra, cada gémula se transforma en un nuevo individuo. Las yemas externas son comunes en los cnidarios y las internas en las esponjas de agua dulce. Los briozoos también tienen una forma de yema interna llamada estatoblasto. La **fragmentación** es un método por el cual un organismo se divide en dos o más fragmentos, cada uno de los cuales es capaz de convertirse en un animal completo. Este método se encuentra entre los platelmintos, rincocelos, y equinodermos. En la **pluripartición,** el núcleo se divide repetidamente antes de la división del citoplasma, dando lugar a muchas células hijas casi simultáneamente. La pluripartición o división múltiple aparece en cierto número de formas de protozoos.

Sería un error llegar a la conclusión de que la reproducción asexual es de alguna manera una forma «defectuosa» de reproducción relegada a formas diminutas de vida que no han descubierto aún los goces del sexo. Los hechos dan fe de su abundancia, ya que ha persistido sobre la tierra durante 3.500 millones de años y que forman las raíces de la cadena trófica de la que dependen las formas más elevadas, los organismos unicelulares asexuales son notablemente afortunados y enormemente importantes. Para estas formas, las ventajas de la reproducción asexual están en su rapidez (muchas bacterias se dividen cada media hora) y su simplicidad (no tienen que producir células sexuales y no tienen que gastar tiempo y energía en el encuentro de pareja.

Reproducción sexual

En la reproducción sexual hay generalmente, aunque no siempre, dos progenitores que producen los gametos (células sexuales). Estos se unen para formar un zigoto o huevo que tiene mezcladas las identidades genéticas de ambos progenitores. Solamente un sexo, el femenino, puede producir huevos, pero necesitan de la intervención del macho. Hay dos tipos de gametos: el **óvulo,** que produce la hembra, y el **espermatozoide** que produce el macho. Los óvulos son inmóviles y se producen relativamente en pequeño número; contienen una cantidad, generalmente grande, de material nutritivo para el desarrollo del nuevo individuo. El espermatozoide es móvil y pequeño; se producen en enormes cantidades. La unión de óvulo y espermatozoide, llamada **fecundación,** da por resultado una célula única, a la que llamamos **zigoto,** del cual se formará un nuevo ser. La reproducción sexual es la forma común de reproducción en el reino animal.

Los dos acontecimientos fundamentales que distinguen la reproducción sexual de la asexual son: meiosis y fecundación. La **meiosis** es un tipo especial de división nuclear para formar gametos, en realidad es una doble división, que difiere de la división celular ordinaria (mitosis) de un modo importante. (Desgraciadamente los términos «mitosis» y «meiosis» son voces parecidas y pueden crear confusión.) Como

se describirá más tarde en este capítulo, los cromosomas se dividen una sola vez, mientras que la célula se divide *dos veces*, produciendo cuatro células, cada una de las cuales lleva la mitad del número original de cromosomas. La meiosis es seguida de la fecundación en la cual los dos gametos, cada uno conteniendo la mitad del número normal de cromosomas, se unen para restaurar la cantidad normal de cromosomas propia de la especie. La nueva célula (zigoto) contiene el material genético de ambos gametos. No es difícil comprender por qué se necesita la meiosis; si las células corrientes de cada progenitor se unieran en el zigoto, el número de cromosomas se duplicaría en cada generación. La meiosis, seguida de la fecundación, mantiene los cromosomas en su número constante.

El zigoto ahora empieza a dividirse y se desarrolla mediante mitosis. El nuevo individuo tiene el mismo número de cromosomas que cada uno de sus padres y, naturalmente, es diferente de cada uno de sus progenitores; es un ser único portador de las características parentales distribuidas al azar. Esta es la gran importancia de la reproducción sexual, es la «ejecutora de la adaptación» que permite introducir nuevas variedades en la población. Ni la meiosis ni la fecundación se encuentran en la reproducción asexual.

La reproducción sexual tiene lugar en muchos protozoos, aunque éstos también se reproducen por escisión. Cuando existe reproducción sexual, puede determinar la formación de gametos masculinos y femeninos que al unirse forman el zigoto, o bien pueden determinar que dos individuos sexualmente maduros puedan unirse para intercambiar material nuclear o fusionar citoplasma. En algunos casos es difícil distinguir el sexo, porque no puede designarse a uno u otro como macho y hembra.

La distinción macho - hembra es evidentemente más clara en los metazoos. En ellos hay órganos que producen las células germinales y que se conocen con el nombre de **gónadas.** La gónada que forma espermatozoides se llama **testículo** (fig. 31-1) y la que forma óvulos, **ovario** (fig. 31-2). Las gónadas representan los **órganos sexuales primarios,** el órgano sexual único se encuentra en ciertos grupos de animales. La mayor parte de los metazoos, sin embargo, tienen varios **órganos sexuales accesorios** o secundarios que transfieren y reciben las células sexuales (tales como pene, vagina, oviductos y útero). En los órganos sexuales primarios las células sufren muchos cambios complicados hasta su maduración, los detalles de todo esto serán descritos más adelante. En esta discusión podemos distinguir reproducción biparental de otras dos alternativas: partenogénesis y hermafroditismo.

Reproducción biparental (reproducción sexual dioica)

Es el método común y familiar de reproducción sexual que incluye individuos distintos y separados: machos y hembras. Cada uno tiene su propio sistema reproductor y forma solamente un tipo de células sexuales, espermatozoides u óvulos, pero nunca ambos. Casi todos los vertebrados y la mayoría de los invertebrados tienen sexos separados, y esta condición recibe el nombre de **diecia** (griego: *di-*, dos, + *oikos*, casa).

Partenogénesis

Es el desarrollo de un embrión sin la participación del espermatozoide. De forma natural, o espontánea, se encuentra en rotíferos, algunos nematodos, crustáceos, insectos y varias especies de peces y lagartos del desierto. A menudo varias generaciones de reproducción partenogenética alternan con la dioica en la cual el óvulo es fecundado. En algunos casos la partenogénesis, aparece como forma única de reproducción.

La abeja reina es fecundada solamente una vez por un macho (zángano) o varias veces por más de un zángano. La abeja almacena el esperma en su receptáculo seminal

y, según como ponga sus huevos, puede ponerlos fecundados o permitir que pasen y ponerlos sin fecundar. El huevo fecundado produce hembras (tanto reinas como obreras), y los no fecundados producen machos (zánganos, (pág. 328).

De tiempo en tiempo, surge la noticia de desarrollo partenogenético espontáneo a término que ha ocurrido en el hombre. Una investigación británica de unos 100 casos en los que la madre niega haber tenido relación sexual revela que en casi todos los casos el niño posee caracteres no presentes en la madre, y por lo tanto, tiene que haber un padre. Sin embargo, los óvulos de los mamíferos, aunque muy raramente, pueden activarse de modo espontáneo y desarrollarse dando embriones sin fecundación. En ciertos tipos de hembras de ratón, se pueden desarrollar tales embriones dando fetos que después mueren. El caso más notable de desarrollo partenogenético de vertebrados superiores se ha encontrado en los pavos, en los cuales ciertos tipos seleccionados por su capacidad para desarrollarse sin espermatozoide, crecen hasta adultos reproductores.

Hermafroditismo

Los animales que tienen órganos masculinos y femeninos en el mismo individuo son llamados hermafroditas, y su condición, hermafroditismo (combinación de los nombres de los dioses griegos Hermes y Afrodita). En contraste con el estado dioico o de sexos separados, los hermafroditas son **monoicos** (griego: *monos*, uno, + *oikos*, casa), encontrándose tanto los órganos masculinos como los femeninos en el mismo individuo. Muchos animales invertebrados (la mayoría de los platelmintos, algunos hidroideos, anélidos y crustáceos) son hermafroditas. Muchos impiden la autofecundación mediante intercambio de células germinales con otro individuo. Por ejemplo, aunque la lombriz de tierra lleve órganos masculinos y femeninos, los óvulos son fecundados mediante cópula con otra lombriz y viceversa (pág. 249). Otra forma de evitar la autofecundación es el desarrollo y maduración en épocas del año distintas.

¿Cuál es la importancia del sexo?

La pregunta «¿cuál es el valor del sexo?» parece tener una fácil respuesta: está al servicio de la reproducción. Pero si se modifica la frase para preguntar, «¿por qué tantos animales se reproducen sexualmente mejor que asexualmente?» la respuesta ya no es tan clara. Es más fácil encontrar desventajas al sexo que ventajas. La reproducción sexual necesita más tiempo y requiere mucha más energía que la asexual, y es anatómica y fisiológicamente complicada. Cada miembro de la pareja reproductora debe tener que encontrar al otro y entonces cooperar para producir el nuevo ser. Para muchas especies hay un despilfarro en la producción de machos. Los machos de la mayoría de las especies contribuyen poco o nada al cuidado de la prole; en cuanto ha fecundado a la hembra el macho desaparece, quedando la hembra con la carga de incubar, alimentar, transportar y proteger a la prole. Habiendo aceptado esta carga, la hembra es posteriormente penalizada por el costo de la meiosis. Puesto que el macho y la hembra combinan sus células sexuales, solamente el 50 % de sus genes serán transmitidos a la siguiente generación. Si la hembra se reproduce asexualmente, todos sus genes aparecerían en la generación siguiente.

Claramente el costo de la reproducción sexual es importante (¿por qué este despilfarro?). Los biólogos han luchado con esta pregunta durante años sin encontrar contestación que satisfaga a todos. Muchos biólogos están de acuerdo en que un beneficio de la reproducción sexual es la *variabilidad* de la descendencia sexualmente producida. La reproducción sexual con la separación y recombinación de genotipos, asegura la producción de genotipos nuevos que al ocurrir con el tiempo cambios en las condiciones ambientales pueden sobrevivir y reproducirse mientras que los otros perecen. Las condiciones ambientales varían poco a poco y de una especie a otra. Los animales que se reproducen asexualmente pueden multiplicarse rápidamente cuando las condiciones son ideales, pero están en gran desventaja cuando las condiciones cambian. Es una estrategia de éxito --o de fracaso.

En su libro ampliamente aceptado *Sex and Evolution*, George C. Williams opina que la diferenciación sexual-asexual es comparable a una lotería en la que cada uno puede tener oportunidad de escoger entre varias copias del mismo billete (reproducción asexual) o varios billetes diferentes (reproducción sexual). Podríamos todos escoger la

posesión de billetes diferentes porque así es más probable que se obtenga premio. Para la hembra, es mejor tener sólo la mitad de los genes representados en la generación siguiente de descendientes variables, algunos de los cuales tengan una buena oportunidad de supervivencia, que no producir idénticas copias de sí misma con una baja probabilidad de que alguno pueda sobrevivir. El 50 % de algo es mejor que el 100 % de nada.

Una aproximación para comprobar la validez del ejemplo de la lotería de Williams es observar las especies que emplean ambos tipos de reproducción. Muchos parásitos ofrecen buenos ejemplos. Dentro del animal huésped, donde las condiciones son relativamente constantes, los parásitos se reproducen activamente, a veces de modo explosivo, por reproducción asexual. El sexo es usado para producir descendientes que puedan abandonar el huésped para su dispersión e invasión en nuevos huéspedes en un medio ambiental impredecible. Otro ejemplo es *Hydra*, que se reproduce asexualmente a lo largo de la primavera y del verano, pero empieza a producir óvulos y espermatozoides al acercarse el invierno. Los óvulos fecundados resisten el invierno y se desarrollan en primavera. La nueva combinación de genotipos es muy indicada para la colonización de charcas primaverales, en las que puede haber muy diferentes condiciones que en el año anterior. Otros ejemplos de alternancia de reproducción sexual y asexual (tales como los de ciertos insectos y crustáceos) parecen confirmar el modelo de Williams. Así pues, la variabilidad es la carta de triunfo de la reproducción sexual, pero cuando la necesidad de variedad para un progenitor respecto a su progenie es de poca importancia, la mayor eficiencia sexual puede prevalecer.

La variedad puede hacer de la reproducción sexual una estrategia triunfante frente al ambiente inestable, pero algunos biólogos piensan que, para los animales superiores, la reproducción sexual es innecesaria, incluso puede ser una forma inadecuada. En los animales (el hombre, por ejemplo) en los cuales, la mayor parte de los jóvenes sobreviven a la edad reproductora, no hay necesidad de nuevas recombinaciones para resguardarse de los cambios ambientales. Una descendencia aparece tan afortunada como la siguiente en cada hábitat. Significativamente, la reproducción asexual ha incluido a varias especies de peces y unos pocos anfibios y reptiles. Tales especies son exclusivamente asexuales (partenogenéticas), sugiriendo que allí donde le ha sido posible sobreponerse a las numerosas restricciones para hacer la transición, la asexualidad predomina. ¿Deberían todos los vertebrados vivir mejor asexualmente, evitando los costes del sexo? Posiblemente, pero a despecho de los costes, es inverosímil que los animales superiores, si pudieran escoger, optasen por la vida asexual – especialmente los machos que necesariamente tendrían que desaparecer—. Woody Allen ha dicho que la bisexualidad, no es otra cosa que duplicar las posibilidades de conseguir una cita para una noche de sábado.

ESTRUCTURA DE LOS SISTEMAS REPRODUCTORES

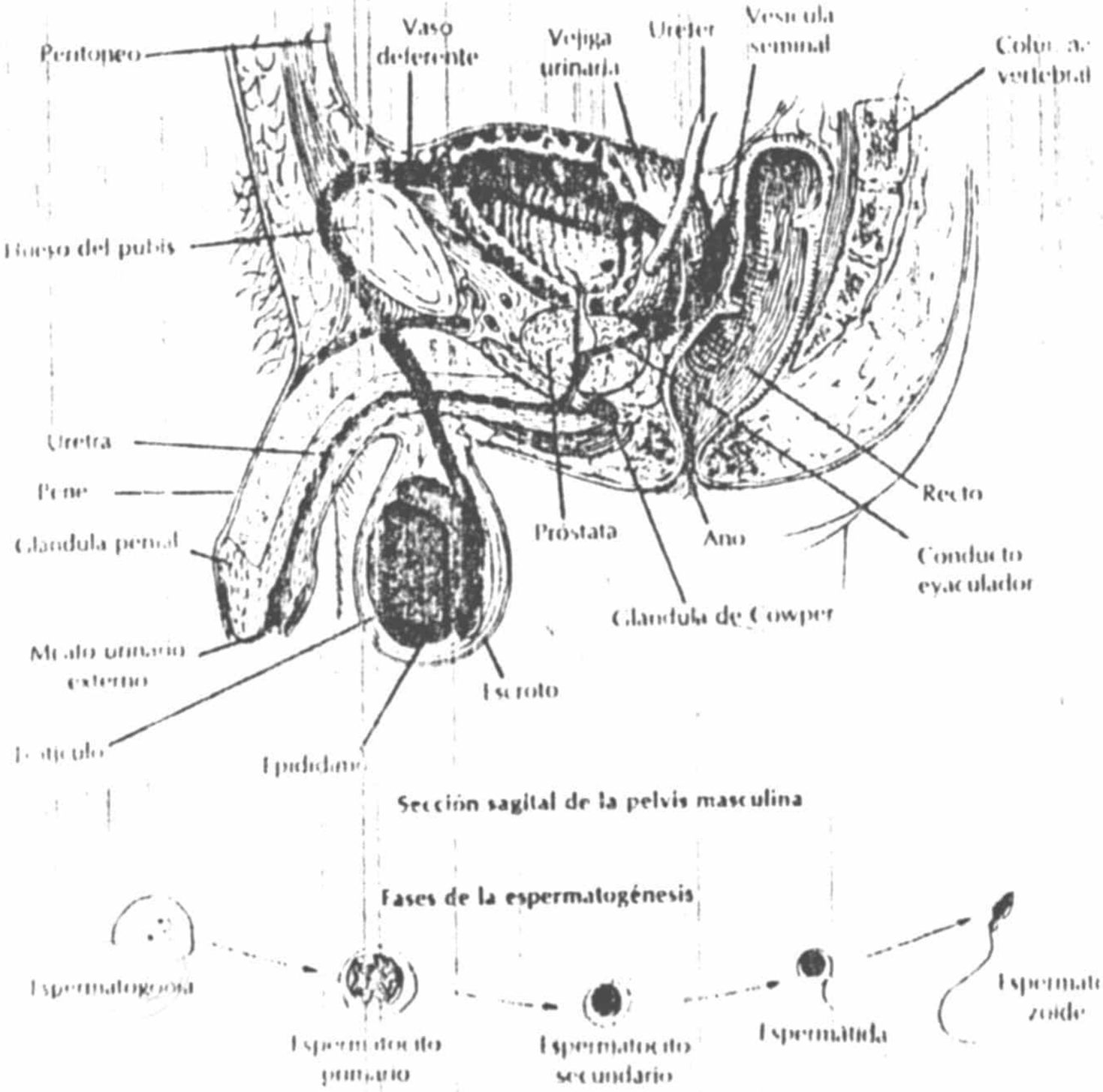
La estructura básica de los sistemas reproductores es semejante en todos los animales, aunque haya diferencias en sus hábitos de reproducción, métodos de fecundación y otros que han producido muchas variaciones. En los vertebrados, el sistema reproductor y el excretor reciben el nombre de **sistema urogenital** por su muy cercana conexión anatómica. Esta asociación es muy llamativa durante el desarrollo embrionario.

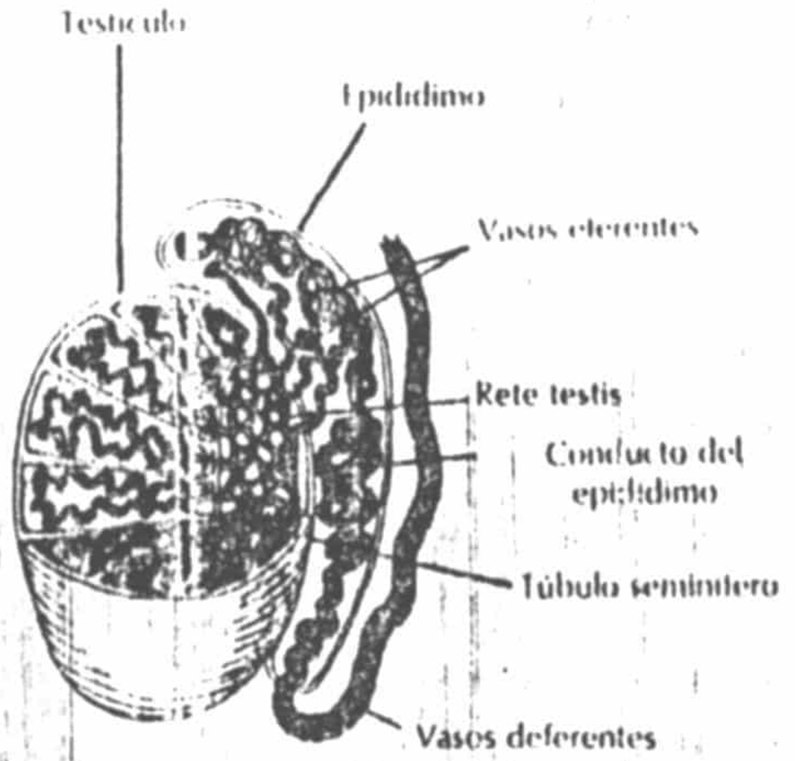
Los sistemas reproductor y excretor del macho, generalmente, están mucho más íntimamente conectados que los de la hembra. Por ejemplo, en los machos de peces y anfibios el conducto que vacía el riñón (**conducto de Wolff**) también sirve como conducto de esperma. En los reptiles machos, en las aves y también en los mamíferos en los que el riñón desarrolla su propio conducto independiente (**uréter**) para eliminar desechos, el antiguo conducto de Wolff se hace conducto exclusivo de espermatozoides (**vaso deferente**). En todas estas formas, con excepción de los mamíferos, los conductos abren en una **cloaca** (derivado, seguramente, del latín que significa «alcantarilla»), una cámara común en la que el intestino, el conducto excretor y el conducto genital se vacían. Los mamíferos superiores no tienen cloaca; el sistema urogenital tiene una abertura separada de la abertura anal. El **oviducto** de la hembra es un conducto independiente, sin embargo, que abre en la cloaca en las formas que la tienen.

La estructura del sistema reproductor en los vertebrados incluye: (1) **gónadas** que producen óvulos o espermatozoides, (2) **conductos** para transportar los gametos, (3) **órganos** accesorios para transferir y recibir los gametos, (4) **glándulas accesorias** (exocrinas y endocrinas) para producir las secreciones que son necesarias para facilitar y sincronizar el proceso reproductor, y (5) **órganos** para el almacenamiento

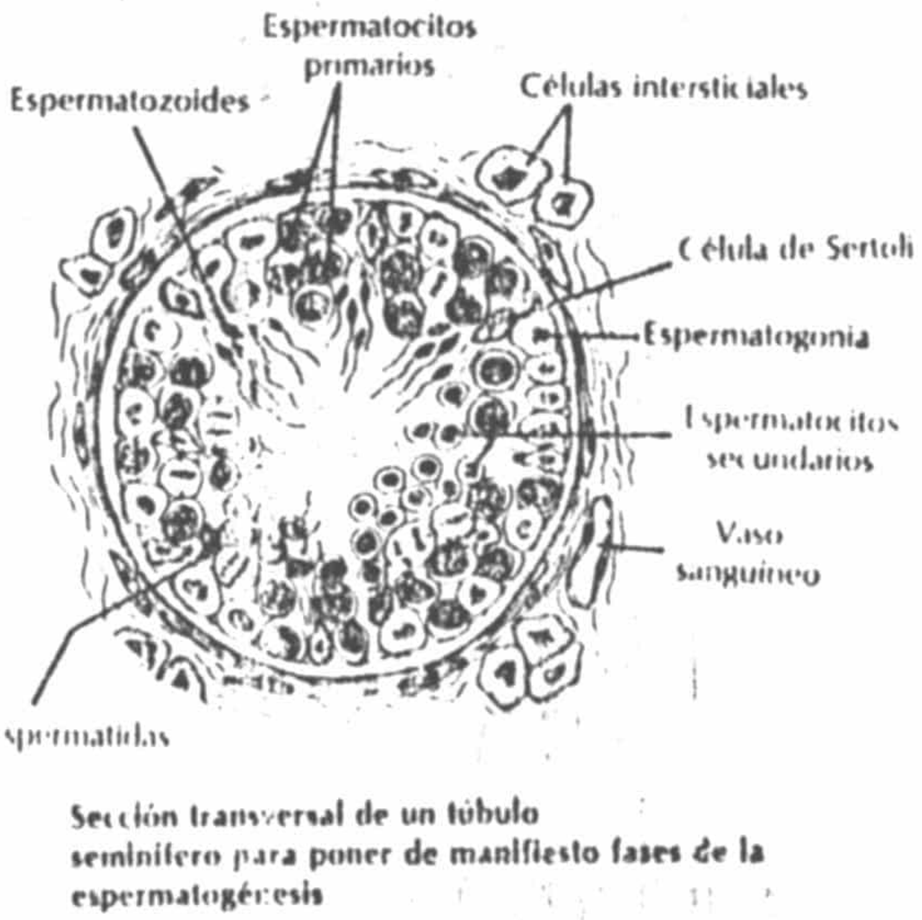
Figura 31-1

Aparato reproductor masculino





Sección del testículo izquierdo



Sección transversal de un túbulo seminífero para poner de manifiesto fases de la espermatogénesis

de gametos antes y después de la fecundación. Esta estructura está modificada entre los diversos vertebrados, y en alguno de ellos puede incluso faltar.

Sistema reproductor humano

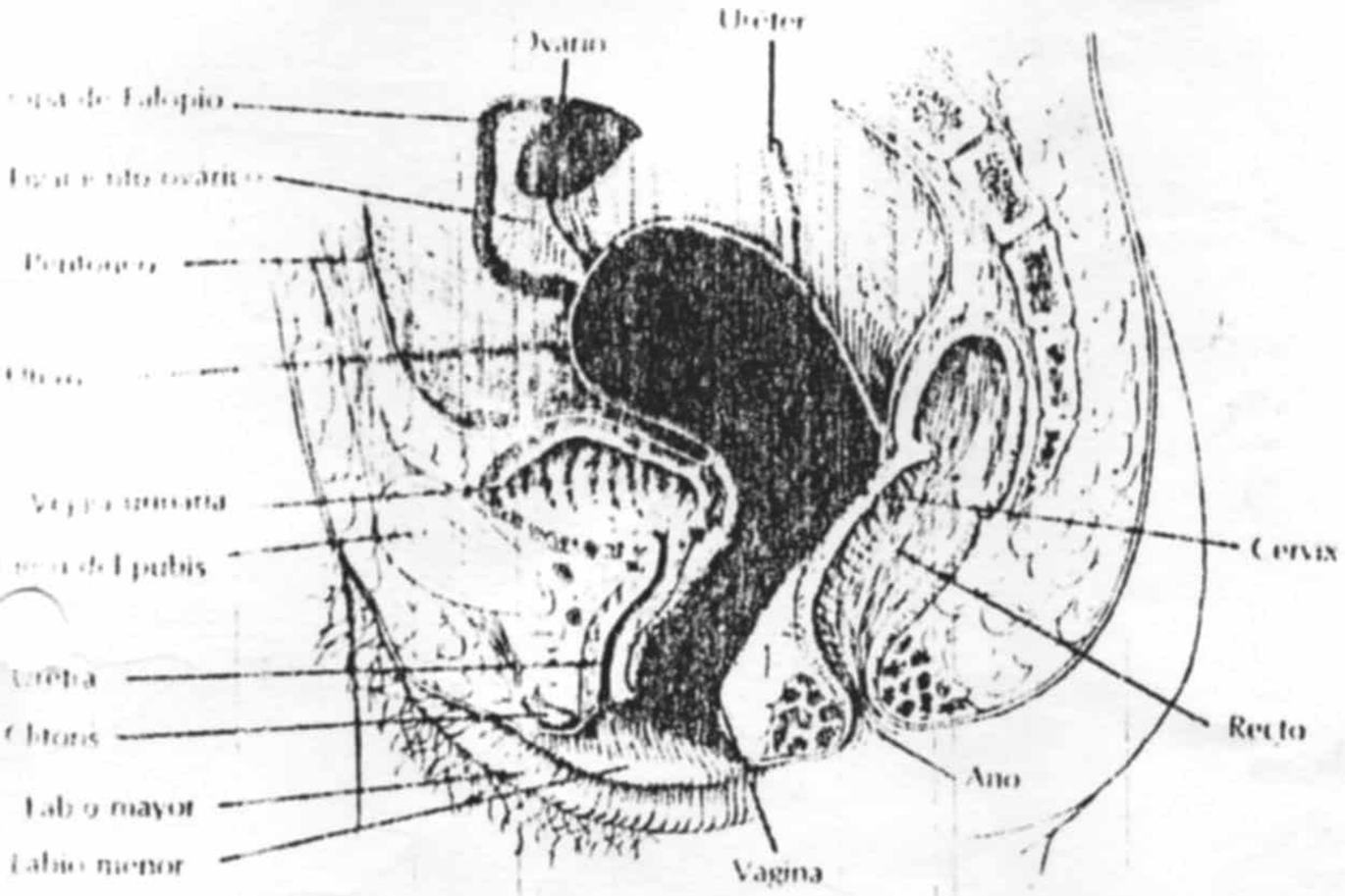
Aparato reproductor masculino

El aparato reproductor humano masculino (fig. 31-1) incluye los testículos, vasos eferentes, vasos deferentes, pene y glándulas.

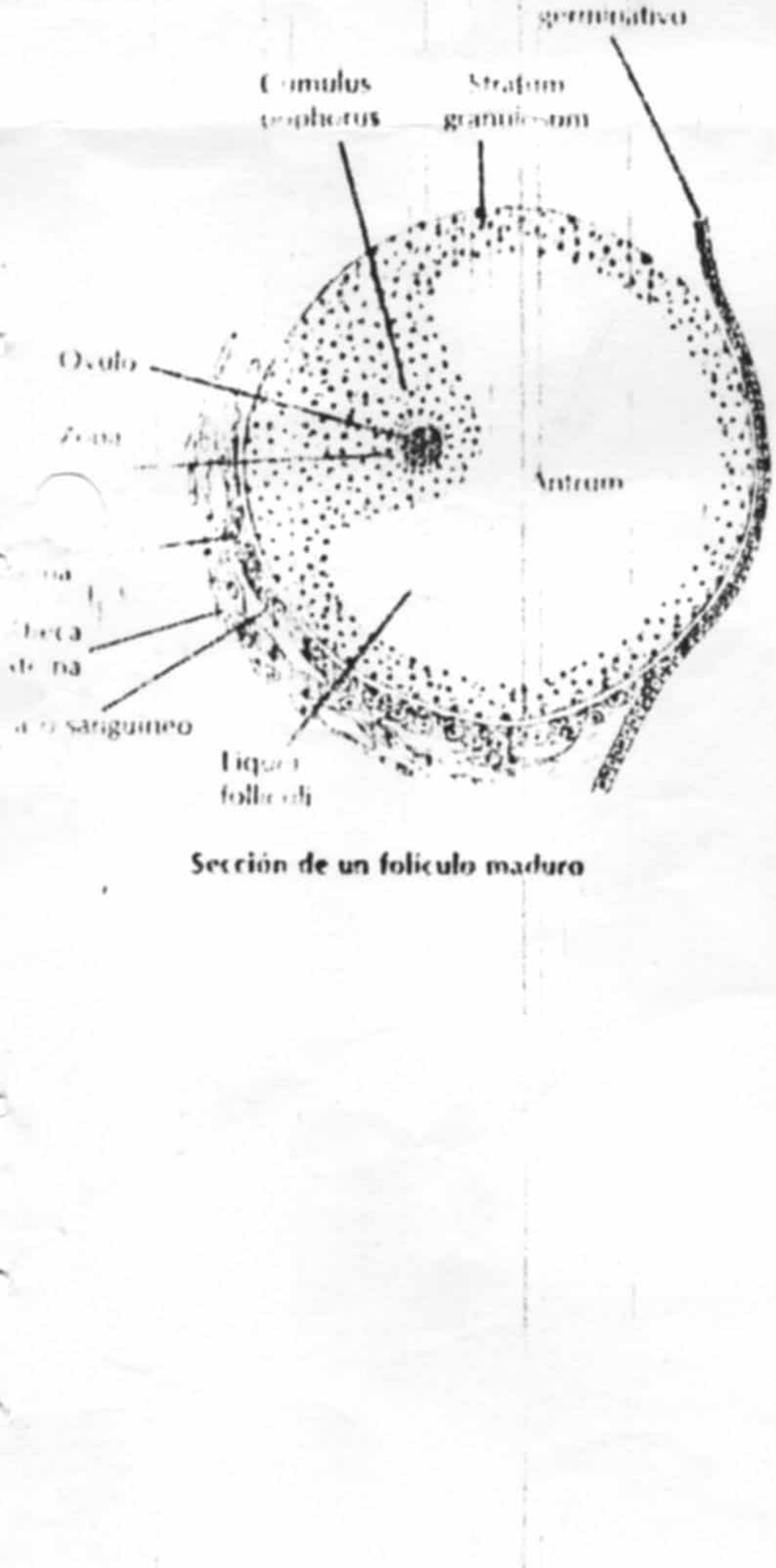
Los **testículos** son pares y son el lugar de producción de espermatozoides. Cada testículo está formado de numerosos **tubos seminíferos,** en los cuales los espermatozoides se desarrollan (fig. 31-1) y el **tejido intersticial** situado a lo largo de los túbulos, que produce la hormona sexual masculina (testosterona). Los dos testículos están alojados en el saco escrotal, que en muchos mamíferos cuelga hacia abajo como un apéndice del cuerpo. Esta disposición extraña y semiinsegura procura un ambiente de una temperatura ligeramente más baja, ya que en al menos algunas formas (incluyendo el hombre) los espermatozoides aparentemente no se forman a las temperaturas que se dan en el interior del cuerpo.

Figura 31-2

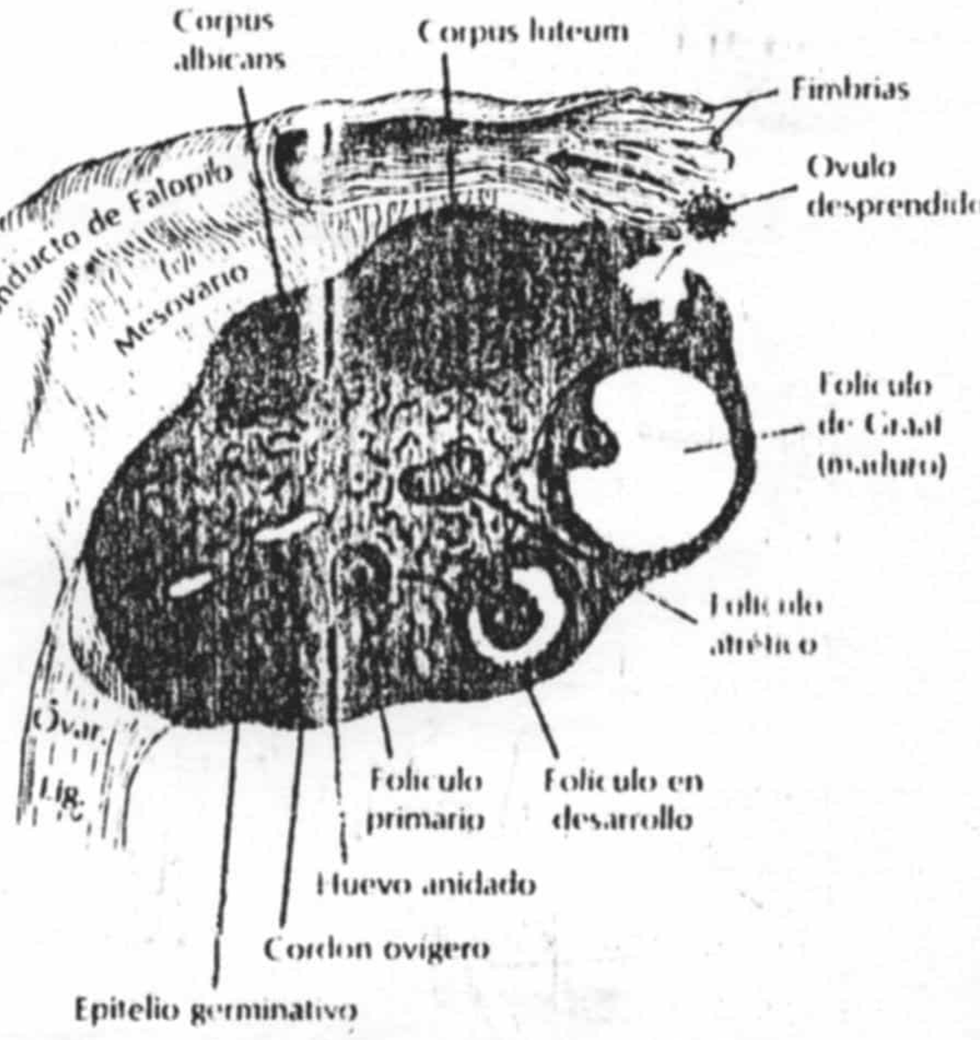
Aparato reproductor femenino.



Sección sagital de la pelvis femenina



Sección de un folículo maduro



Sección del ovario para poner de manifiesto la diferenciación progresiva de un folículo, la ovulación y la formación de un cuerpo lúteo

Los espermatozoides son llevados desde los tubos seminíferos a los **vasos eferentes,** pequeños tubos que pasan a un retorcido **tubo epidídimo** (uno por cada testículo). El epidídimo está conectado por un **vaso deferente** a la **uretra.** A partir de este punto, la uretra sirve para transportar los espermatozoides y también los productos urinarios a través del pene, u órgano externo de penetración.

Se abren tres pares de glándulas en los canales reproductores: **vesículas seminales, próstata y glándulas de Cowper.** El fluido secretado por estas glándulas proporciona alimento al espermatozoide, lubrica el camino de los espermatozoides, y neutraliza la acidez de la orina para que los espermatozoides no resulten dañados.

Aparato reproductor femenino

El aparato reproductor femenino (fig. 31-2) contiene los ovarios, oviducto, útero, vagina y vulva.

Los ovarios, que son un par, ligeramente más pequeños que los testículos, contienen muchos miles de huevos (óvulos). Cada óvulo se desarrolla dentro de un **folículo de Graaf** que crece y finalmente se rompe para dejar salir el óvulo maduro (figuras 31-2). Durante el período fértil de la mujer, aproximadamente 13 óvulos maduran cada año y, generalmente, los ovarios se alternan en la emisión de un óvulo. Ya que la mujer es fértil solamente durante, aproximadamente, 30 años, sólo 300 a 400 óvulos tienen la oportunidad de alcanzar la madurez; los otros degeneran y son absorbidos.

Los **oviductos,** o conductos de Falopio, son túbulos portadores de los óvulos con una apertura en forma de embudo (trompa ovárica) para recibir los huevos cuando éstos salen del ovario. El oviducto está recubierto de cilios para impulsar al óvulo en su camino. Los dos oviductos abren en los ángulos superiores del **útero,** o matriz, que está especializado en albergar al embrión durante los nueve meses de su existencia intrauterina. Está provisto de una paredes gruesas musculares, muchos vasos sanguíneos y un recubrimiento especializado: el **endometrio.** El útero varía según los

diferentes mamíferos. Originalmente era doble, pero tiende a unirse en las formas más avanzadas.

La **vagina** es un tubo muscular adaptado para recibir el pene del macho y para servir como canal del parto durante la expulsión del feto a partir del útero. En el lugar en el cual la vagina y el útero se encuentran, el útero se proyecta dentro de la vagina para formar el **cérvix** (cuello).

Los órganos genitales externos de la hembra, o vulva, incluyen repliegues de la piel, los **labios mayores** y **labios menores,** y un pequeño órgano eréctil, el **clítoris.** La abertura de la vagina normalmente está reducida en tamaño en el estado virgen por una membrana, el **hymen.**

La mayoría de los vertebrados acuáticos no necesitan un pene, puesto que espermatozoides y óvulos son liberados en el agua, en lugares próximos. Sin embargo, en los vertebrados terrestres (y algunos acuáticos) que son vivíparos o protegen el huevo dentro de una cubierta, los espermatozoides deben ser transferidos a la hembra. En la mayoría de las aves, el proceso es azaroso y queda limitado a la yuxtaposición de las cloacas. Sólo los reptiles y mamíferos tienen un auténtico pene. En los mamíferos, es un órgano normalmente fláccido que se pone rígido con el aporte de sangre. Muchos mamíferos, aunque no el hombre, tienen un hueso penial (báculo) que seguramente es una ayuda para la erección. El báculo es un hueso de tamaño y aspecto variable en las distintas especies y es un objeto muy usado para confundir a los estudiantes en los exámenes prácticos.

FORMACION DE LAS CELULAS REPRODUCTORAS

En el cuerpo del animal, hay dos tipos de células básicamente diferentes: las células somáticas, que están diferenciadas para funciones esenciales y mueren con el individuo, y células germinales, alguna de las cuales pueden contribuir a la formación de un zigoto y, de ese modo, pasar a una nueva generación. Las células germinales tienen su inicio al comienzo del desarrollo embrionario, generalmente en el endodermo, y luego emigran a las gónadas. Las células germinales, o células germen primordiales, se desarrollan como óvulos y espermatozoides —nada más—. Las otras células de las gónadas son células somáticas. No pueden formar gametos, pero son necesarias para la formación de células germinales (gametogénesis).

Origen y traslado de las células germinales

El verdadero tejido a partir del cual se forman las gónadas aparece tempranamente en el desarrollo como un par de arrugas o bolsas, que crecen a partir de la porción dorsal del revestimiento celómico a cada lado del intestino cerca del extremo anterior del mesonefros.

Sorprendentemente quizás, el primordio antecesor de las células germinales no aparece en la gónada en desarrollo sino en el endodermo vitelino. A partir de estudios con ranas y renacuajos, ha sido posible seguir la trayectoria de la línea germinal a partir del huevo fecundado, en el que hay un área localizada de «citoplasma germinal» que puede identificarse en el polo vegetativo de la masa del huevo aún no segmentado. Este material puede seguirse a través de las sucesivas divisiones celulares del embrión, hasta que aparece situado como células sexuales primitivas en una cavidad en el endodermo del saco vitelino. A partir de ahí, emigran hacia las gónadas en crecimiento.

Las primitivas células germinales pueden diferenciarse de las células somáticas por ser más grandes y tener un gran núcleo redondo con nucléolos prominentes. En el embrión humano, las células germinales se desplazan con movimientos ameboideos desde el saco vitelino hasta el mesenterio intestinal, el riñón y finalmente hasta los cordones genitales. En algunos vertebrados, especialmente aves, las primitivas células sexuales viajan pasivamente a través del torrente circulatorio hasta la gónada en desarrollo. Hay algunas pruebas de que las gónadas emiten una sustancia química atrayente que ayuda a las células germinales a encontrar su lugar en la gónada. Si, por ejemplo, la gónada en formación es desplazada de su situación normal y es implantada en un lugar distante, las células sexuales primordiales se desplazarán hasta esta gonada.

Para cada estructura en el aparato reproductor de la hembra o del macho, hay una estructura homóloga en el otro. Esto sucede así porque, durante el desarrollo precoz, las características masculinas y femeninas empiezan a diferenciarse a partir del reborde genital embrionario y los dos sistemas de conductos, que al principio son idénticos en ambos sexos, bajo la influencia de las hormonas sexuales hacen que el reborde genital se transforme en los testículos del macho y en los ovarios de la hembra. Un sistema de conductos (uréter de Wolff) da lugar a los conductos de los testículos en el macho y a una estructura adyacente a los ovarios de la hembra. El otro conducto (el de Müller) formará los oviductos, útero y vagina de la hembra y el pequeño apéndice vestigial de los testículos en el macho. De modo semejante, el clítoris y labios de la hembra son homólogos del pene y escroto del macho, ya que se desarrollan a partir de las mismas estructuras embrionarias.

Las células germinales primarias son el futuro depósito de gametos del animal. Una vez en la gónada, comienzan a dividirse por mitosis, aumentando su número desde pocas docenas a varios millares.

Al principio, la gónada es sexualmente indiferente. Se ha demostrado que en los mamíferos la gónada indiferenciada tiene una tendencia inherente a convertirse en ovario. Si el embrión ha de producir un macho, los genes masculinizantes de los cromosomas sexuales dirigen las células germen primordiales a un crecimiento en la parte central (médula) de la gónada donde, eventualmente, se desarrollan los túbulos seminíferos de los testículos. Las paredes internas de estos túbulos están recubiertas con células que descienden de las células germen primordiales. Al alcanzar el animal la madurez sexual, se desarrollan dando espermatozoides maduros.

Si el animal es genéticamente una hembra, la ausencia de genes masculinizantes permite a la gónada seguir su tedencia a convertirse en ovario. En esta alternativa, el tejido medular degenera y el cortical (externo) forma la sustancia del ovario. Las células germinales primordiales, junto con las somáticas en este área, se diferencian en folículos ováricos con óvulos (fig. 31-2). Nosotros volveremos a tratar de la determinación del sexo en el capítulo 33.

Meiosis: división de maduración de las células germinales

Cada célula contiene *dos* cromosomas que llevan genes para una serie de caracteres, y los dos miembros de cada pareja generalmente, pero no siempre, tienen el mismo tamaño y forma. Los miembros de tal pareja son llamados cromosomas **homólogos.** Entonces, cada célula normalmente tiene dos genes para codificar un carácter dado, uno en cada uno de los homólogos. Estas pueden ser formas alternativas del mismo gen, y así éstos son los **genes alélicos,** o **alelos.** A veces solamente uno de estos alelos tiene efecto sobre el organismo, aunque en cada célula están los dos, y tanto uno como otro pueden haber pasado a la descendencia como resultado de la meiosis y subsiguiente fecundación.

Durante el crecimiento individual, todos los cromosomas de división mitótica son replicados durante el período S de cada ciclo, así que cada nueva célula contiene una doble serie de cromosomas. En los órganos reproductores, las células germinales se han formado por un tipo de división de maduración, llamada meiósis, que *separa* la doble serie de cromosomas. Si no fuera por esta división reduccional, la unión de óvulo y espermatozoide produciría un individuo con doble número de cromosomas que sus padres. La continuación de este proceso durante unas pocas generaciones daría lugar a células con un número astronómico de cromosomas.

La meiosis consiste en *dos* divisiones del núcleo en las cuales los cromosomas se dividen solamente una vez (fig. 31-3). El resultado es que los gametos maduros (huevos y espermatozoides) tienen solamente un miembro de cada par homólogo de cromosomas, o un número haploide (n) de cromosomas. En los zigotos humanos y en todas las células del cuerpo, normalmente, hay el número diploide (2n), o 46 cromosomas; los gametos tienen el número haploide (n), ó 23.

La mayor parte de los peculiares acontecimientos de la meiosis ocurren durante la profase de la primera división meiótica (fig. 31-3). Los dos miembros de cada pareja de cromosomas homólogos se colocan unidos lateralmente (**sinapsis**) para formar una díada o **bivalente.** Cada cromosoma del bivalente ya ha sido replicado para formar las dos cromátidas, cada una de las cuales llegará a ser un nuevo cromosoma. Las dos cromátidas están reunidas en un punto, el centrómero, así que cada bivalente está formado de dos pares de cromátidas, o *cuatro* futuros cromosomas, y

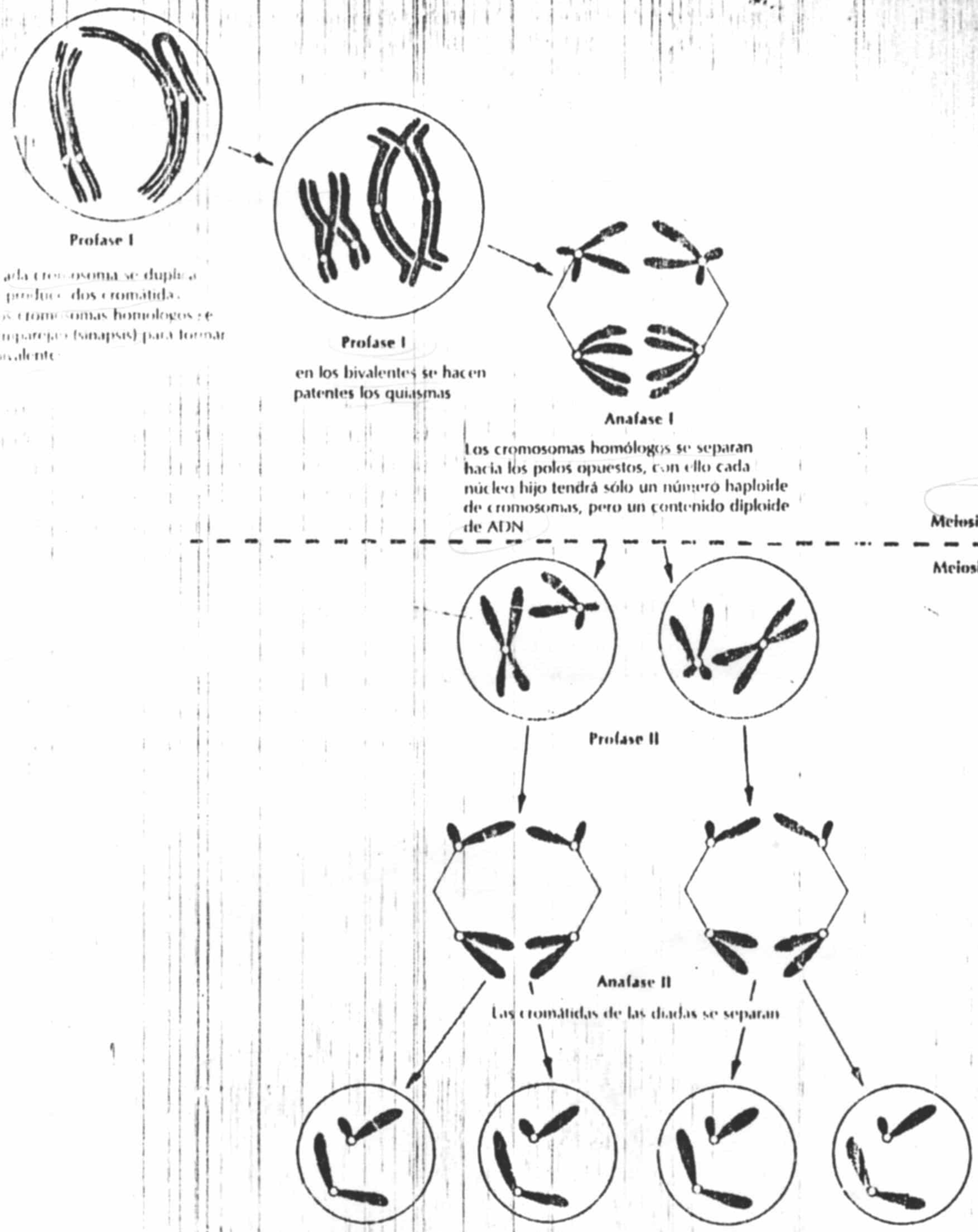


Figura 31-3

Meiosis en una célula sexual con dos pares de cromosomas.

entonces se le da el nombre de **tetrada.** La posición o localización de cada gen en un cromosoma es el **locus** (pl., **loci**), y en sinapsis todos los loci de los genes de una cromátida normalmente se sitúan exactamente opuestos correspondiendo a los loci de la cromátida homóloga. Hacia el final de la profase, los cromosomas se acortan y engruesan, y están dispuestos para entrar en la siguiente división meiótica. En contraste con la mitosis, los centrómeros que unen las cromátidas *no se dividen* al principio de la anafase. De ello resulta, que de cada par de cromosomas dobles, cada **diada** es empujada hacia cada polo por los microtúbulos del huso mitótico. De esta forma, al terminar la primera división meiótica, las células hijas contienen sólo *uno de cada* cromosoma homólogo, y ahí el número total de cromosomas ha sido reducido al haploide. Sin embargo, debido a que las cromátidas están todavía unidas por el centrómero, cada célula contiene 2n conjuntos de ADN.

La segunda división meiótica recuerda mucho más estrechamente los sucesos de la mitosis. Las diadas se separan al empezar la anafase por división de los centrómeros, y cada cromosoma sencillo se mueve hacia cada polo. Así pues, al final de la segunda división meiótica, las células tienen el número haploide de cromosomas y n conjuntos de ADN. Cada cromátida de la tetrada original se encuentra en un núcleo separado. Se han formado cuatro células (gametos), cada una con una serie haploide de cromosomas y solamente un alelo de cada gen.

Entrecruzamiento (Crossing over)

Un suceso importante ocurre a menudo cuando las cromátidas de un bivalente intercambian partes con cromátidas adyacentes homólogas, pero no hermanas. Este fenómeno llamado **entrecruzamiento,** trueque de genes o **crossing over,** se expone claramente en la figura 31-3. El entrecruzamiento es importante porque el material

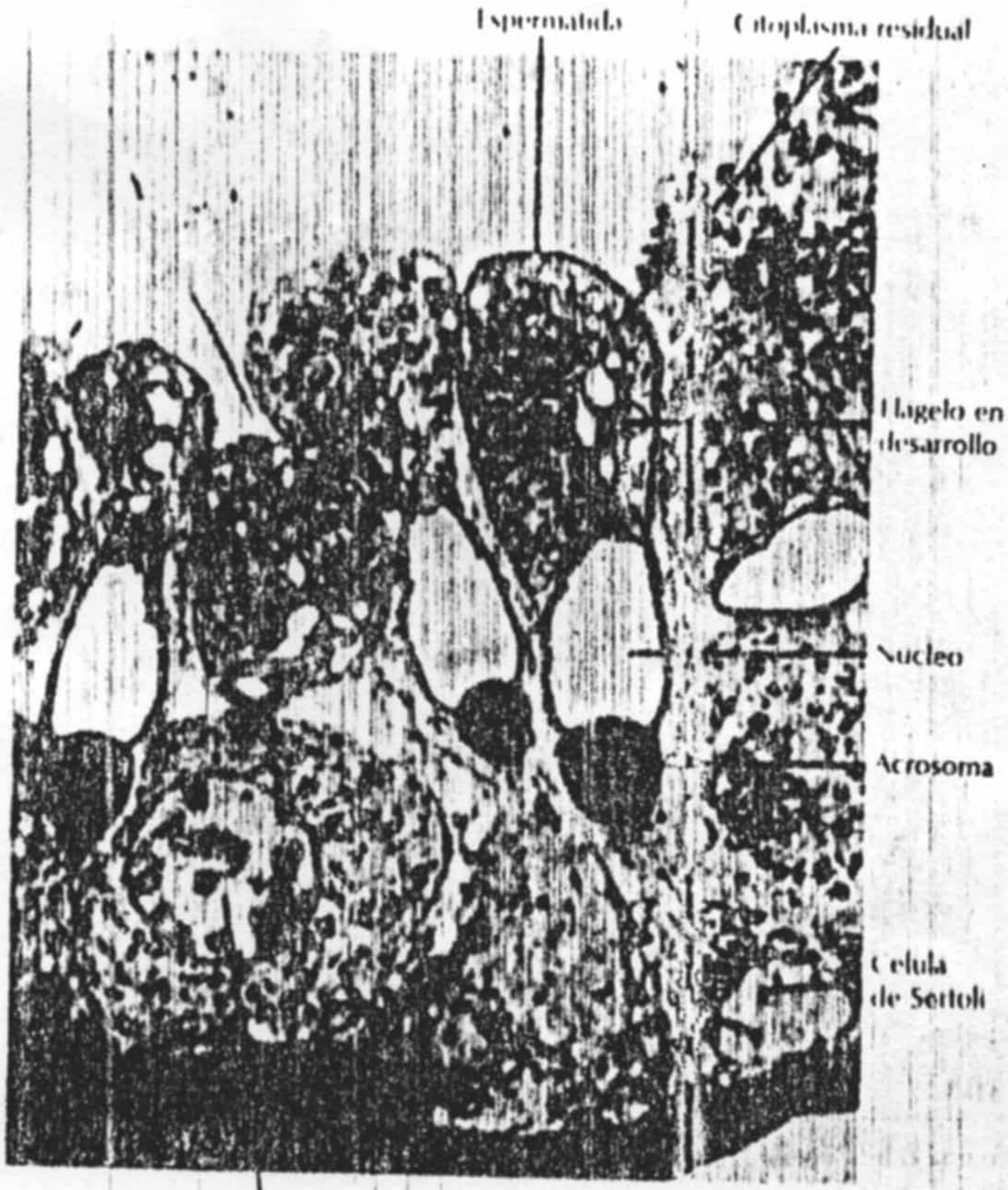


Figura 31-4

Túbulo seminífero de mamífero. El gran espermatocito primario da lugar a cuatro espermátidas durante la meiosis. Cada espermátida se diferenciará en un espermatozoide maduro. Las células de Sertoli proporcionan soporte y protección y, probablemente, nutrición para las células germinales en desarrollo. (× 1.100.)

Micrografía, cortesía de A. Wayne Vogl

hereditario es redistribuido entre las cromátidas homólogas en un mismo bivalente. Los cromosomas intercambian secciones equivalentes que llevan genes alélicos para los mismos caracteres, así que cada cromátida contiene un surtido completo de genes. Pero estos genes están en una nueva combinación.

Mientras los cromosomas están en sinapsis, una hebra de cada cromátida se adosa con la cromátida homóloga. Cuando continúa la profase, los cromosomas homólogos empiezan a separarse, y entonces se revelan los **quiasmas,** o sea, los puntos de soldadura donde el entrecruzamiento ha ocurrido. Puede haber uno o más quiasmas en cada bivalente, dependiendo del número de veces que el homólogo se haya unido. Cuando los quiasmas se separan, el cambio es completo. Los cuatro gametos resultantes al final de la meiosis son genéticamente diferentes (fig. 31-3).

Gametogénesis

La serie de transformaciones que ocurren durante la formación de los gametos maduros (células germinales) se llama gametogénesis. Aunque el proceso es esencialmente el mismo en la maduración del espermatozoide y óvulo, hay algunas importantes diferencias. La gametogénesis en los testículos se llama **espermatogénesis,** y en el ovario se llama **ovogénesis.**

Espermatogénesis

Las paredes de los túbulos seminíferos contienen células dispuestas en una capa estratificada con cinco a ocho células superpuestas (micrografía electrónica en la pág 747). La capa más externa contiene **espermatogonias** (fig. 31-1), que han aumentado en número por mitosis ordinaria. Cada espermatogonia aumenta de tamaño y se convierte en un **espermatocito primario.** Cada espermatocito primario entonces sufre la primera división meiótica, según se ha descrito anteriormente, y se convierte en dos **espermatocitos secundarios.**

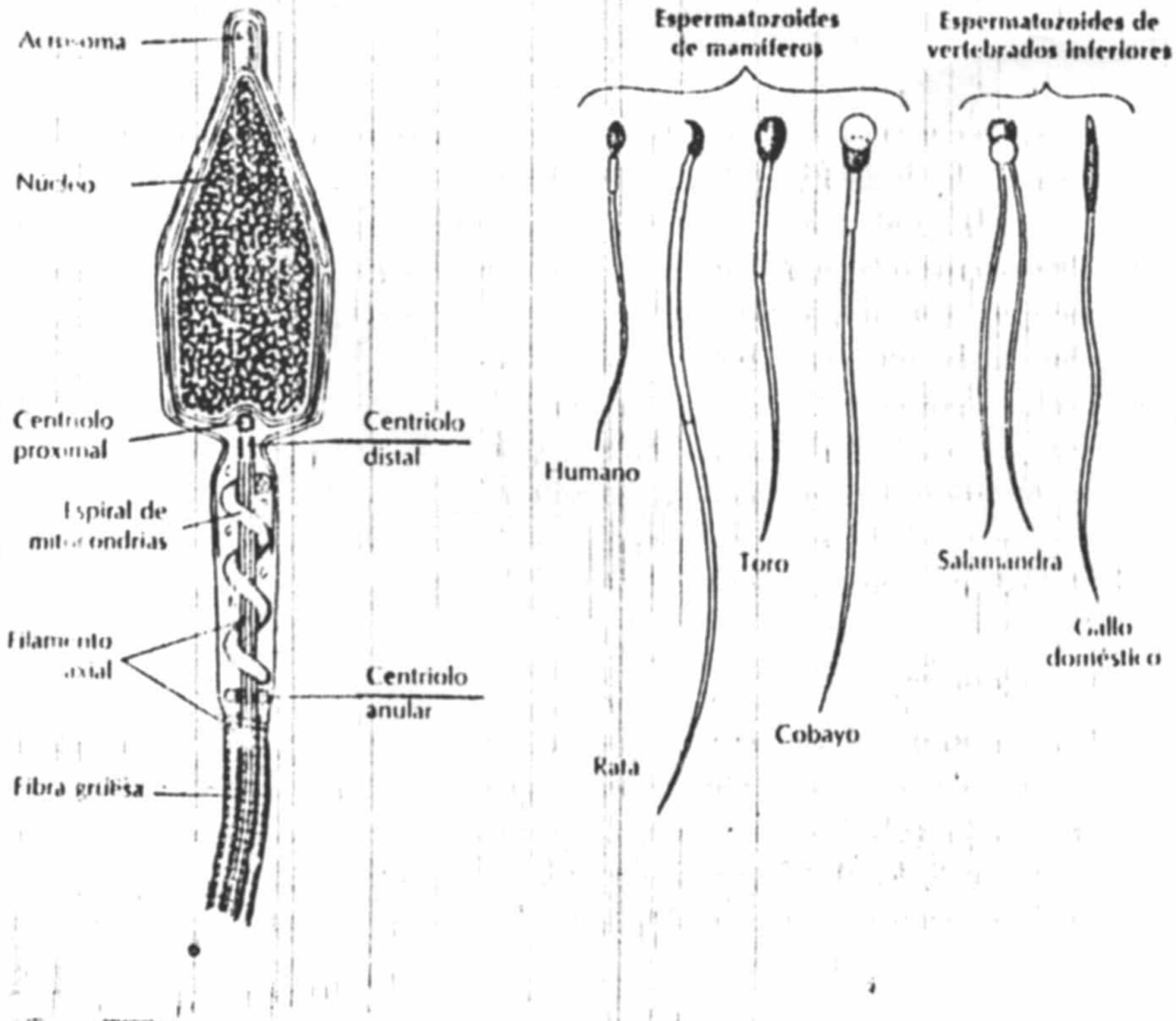


Figura 31-5

Tipos de espermatozoides. *Izquierda,* esquema de la parte anterior de un espermatozoide humano.

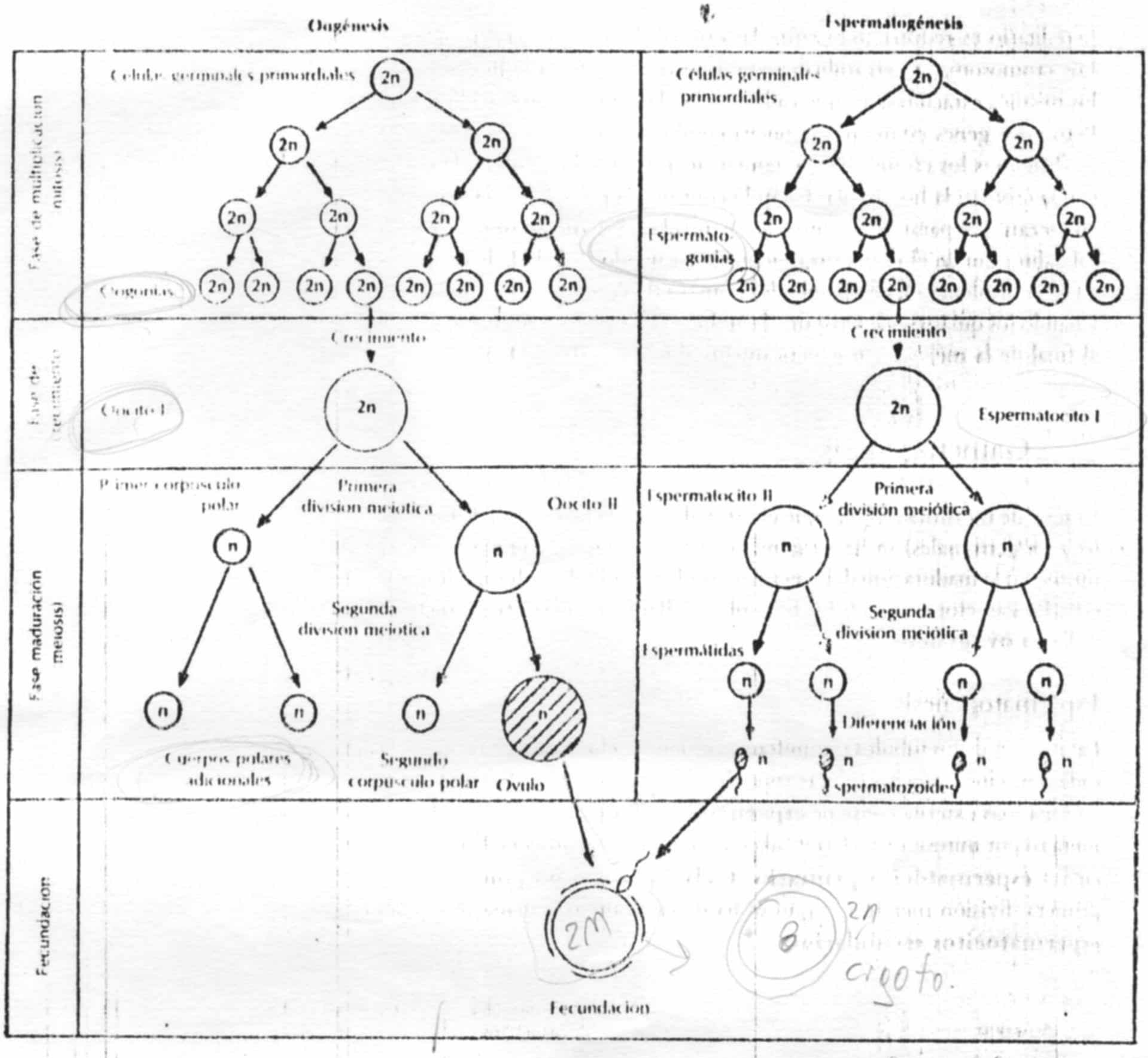


Figura 31-6

Gametogenesis comparada en óvulos y espermatozoides. *n*, número haploide de cromosomas.

Cada espermatocito secundario entra en la segunda división meiótica sin que haya un período de interfase. Las células resultantes son llamadas **espermátidas** (figura. 31-4), y cada una contiene un número haploide de cromosomas (23 en el hombre). Una espermátida puede contener únicamente cromosomas maternos o solamente cromosomas paternos, o bien ambos, maternos y paternos, en variables proporciones. Durante las últimas divisiones, las espermátidas se transforman en espermatozoides maduros por pérdida de una gran cantidad de citoplasma, condensando el núcleo en una cabeza y formando una cola flagelar a modo de látigo (fig. 31-5).

A partir de las siguientes divisiones de meióticas, puede verse que cada espermatocito primario da lugar a cuatro espermatocitos funcionales, cada uno con un número haploide de cromosomas (fig. 31-6).

Ovogénesis

Las primitivas células germinales en el ovario, llamadas **oogonias u ovogonias,** crecen en número por mitosis ordinaria (fig. 31-6). Cada ovogonia contiene un número diploide de cromosomas. En las hembras después de la pubertad, una de estas ovogonias se desarrolla típicamente cada mes, dando un óvulo funcional. Después de que las ovogonias cesan de multiplicarse, crecen en tamaño y se convierten en **ovoci-**

tos primarios. Antes de la primera división meiótica, los cromosomas en cada ovocito primario se reúnen en parejas, paterna y materna, siendo homólogas como ocurre en la espermatogénesis. Cuando se realiza, la primera división de maduración (reducción), el citoplasma se divide desigualmente. Una de las dos células hijas, el **ovocito secundario**, es grande y recibe la mayor parte del citoplasma; la otra es muy pequeña y se llama **primer cuerpo polar** (fig. 31-6). Cada una de estas células hijas, sin embargo, ha recibido la mitad del material nuclear o cromosomas.

En la segunda división meiótica, el ovocito secundario se divide en una gran **ovótida** y un pequeño cuerpo polar. Si el pequeño cuerpo polar primero se divide también en esta división, lo que a veces ocurre, habrá tres cuerpos polares y una ovótida. La ovótida crece hasta dar lugar a un **óvulo** maduro, los cuerpos polares no son funcionales y se desintegran. La formación de estos cuerpos polares no funcionales es necesaria para descargar al óvulo de exceso de cromosomas, y la división citoplásmica desigual hace posible una gran célula con suficientes reservas para el desarrollo del nuevo individuo. Así pues, el óvulo maduro tiene el número haploide de cromosomas, lo mismo que el espermatozoide. Sin embargo, cada ovocito primario da lugar solamente a *un* gameto funcional, mientras que se dan cuatro espermatozoides en la gametogénesis.

Gametos y sus especializaciones

Ovulos (huevos)

Durante la **ovogénesis**, el óvulo se convierte en una célula altamente especializada, muy grande, que contiene reservas de alimento condensado para el crecimiento subsiguiente. Es interesante que el prolongado crecimiento y la enorme acumulación de reservas nutritivas en el ovocito ocurra **antes** de que empiece la meiosis o divisiones de maduración. (Esto contrasta con la espermatogénesis, en la cual la diferenciación de los espermatozoides maduros ocurre solamente **después** de las divisiones meióticas.) Cuando las divisiones de maduración se presentan, una vez que la fase de crecimiento del ovocito se ha completado, como ya se ha descrito anteriormente, hay una gran desigualdad: las dos divisiones meióticas producen un óvulo maduro muy grande y dos o tres cuerpos polares.

En la mayoría de los vertebrados, el huevo no completa toda la división meiótica antes de que ocurra la fecundación. La regla general es que el huevo completa la primera división meiótica, y continúa en estado de metafase hasta la segunda división meiótica, la cual puede ocurrir después de algunas pausas. La segunda división meiótica se completa y el segundo cuerpo polar es expulsado, solamente, si el huevo es activado mediante fecundación.

El hecho más llamativo de la maduración del óvulo es el depósito de yema o vitelo. El vitelo, generalmente, se almacena como gránulos o más organizado como plaquitas, no es una sustancia química definida, si no que puede ser lipídica o proteínica o ambas cosas. En los insectos y vertebrados, todos los huevos tienen más o menos vitelo, que puede ser sintetizado dentro del huevo a partir de materiales aportados por las células foliculares que lo rodean, o puede ser un vitelo que sea bien lipídico o proteínico ya formado, a veces es transferido, por pinocitosis por las células foliculares del ovocito.

El resultado de la enorme acumulación de gránulos de vitelo y otras sustancias nutritivas (glucógeno y gotas de lípidos) es que un huevo crece tanto que sobrepasa más allá del límite normal que obliga ordinariamente a las células somáticas a dividirse. Un ovocito temprano de rana de 50 micrómetros de diámetro, por ejemplo, crece a

1.500 micrómetros de diámetro cuando madura después de tres años de crecimiento en el ovario, y el volumen ha sido multiplicado por un factor de 27.000. El huevo de las aves alcanza todavía un tamaño más grande; un huevo de gallina puede aumentar 200 veces de volumen en solamente los últimos seis de los 14 días de rápido crecimiento que preceden a la ovulación.

Así pues, los huevos son excepciones notables de la, por otra parte, regla universal de que los organismos están compuestos de unidades celulares relativamente pequeñas. Esto crea un problema respecto a la relación superficie-volumen ya que todo lo que entra y sale en el huevo (alimentos, gases respiratorios, desechos, etc.) deben pasar a través de la membrana celular. Así, cuando el huevo se hace más grande, la superficie disponible por unidad de volumen de citoplasma (masa) se hace más pequeña. Como podemos suponer, la tasa metabólica del huevo disminuye gradualmente hasta que, cuando el huevo ha madurado, se queda en una especie de vida latente esperando la fecundación. Sin embargo, el gran tamaño no es el único factor que conduce al reposo. Hay una evidencia creciente de que aparecen enzimas y ácidos nucleicos inhibidores, que refrenan la actividad metabólica y de síntesis del huevo hacia el final de la maduración.

Espermatozoides

Los espermatozoides en los animales muestran casi una mayor diversidad de formas que los cuerpos adultos. Un espermatozoide típico está formado de una cabeza, una pieza intermedia y una cola alargada para la locomoción (fig. 31-5). La cabeza consta del núcleo que contiene los cromosomas para la herencia y un **acrosoma** destinado a contener una enzima que ayuda a la penetración en el óvulo. La longitud total del espermatozoide humano es de 50 a 70 micrómetros. Algunos sapos tienen espermatozoides que sobrepasan los 2 mm (2.000 micrómetros) de longitud. La mayor parte de los espermatozoides, sin embargo, son de tamaño microscópico.

El acrosoma es una estructura distintiva de la mayor parte de los metazoos (son excepción los peces teleósteos y ciertos invertebrados). En muchas especies, tanto de vertebrados como de invertebrados, el acrosoma contiene una lisina que ataca la membrana del huevo y sirve para formar un camino de entrada a través de las membranas que forman una barrera alrededor del huevo. En los mamíferos, por ejemplo, la lisina es la enzima hialuronidasa. Una llamativa estructura de muchos espermatozoides de invertebrados es el filamento acrosómico, que consiste en una prolongación de dimensiones variables en las distintas especies que se proyecta súbitamente desde la cabeza del espermatozoide cuando éste ha entrado en contacto con la membrana del huevo. Su penetración en el citoplasma del huevo es el acontecimiento inicial de la fecundación.

En la reproducción de animales sexualmente maduros, el número de espermatozoides en los machos es muchísimo mayor que el de huevos en las hembras correspondientes. El número de huevos producido está relacionado con las oportunidades del joven para nacer y alcanzar la madurez. Esto explica el número enorme de huevos producidos por ciertos peces, comparado con el pequeño número producido por los mamíferos.

HORMONAS DE LA REPRODUCCION

Las gónadas masculina y femenina son glándulas endocrinas a la vez que órganos formadores de gametos. La reproducción es un proceso complejo que requiere la acción coordinada de muchas hormonas, especialmente en la hembra. Aunque los principales criterios de la endocrinología reproductora son conocidos, la búsqueda

reciente de efectivos y seguros dispositivos para el control de la natalidad ha revelado algunas lagunas inquietantes en nuestro conocimiento. Para citar solamente un ejemplo, digamos que no sabemos exactamente cómo funciona la popular píldora en el control de la natalidad.

La actividad reproductora de la hembra en casi todos los animales es cíclica. Generalmente, los ciclos reproductores son estacionales y coordinados de tal manera

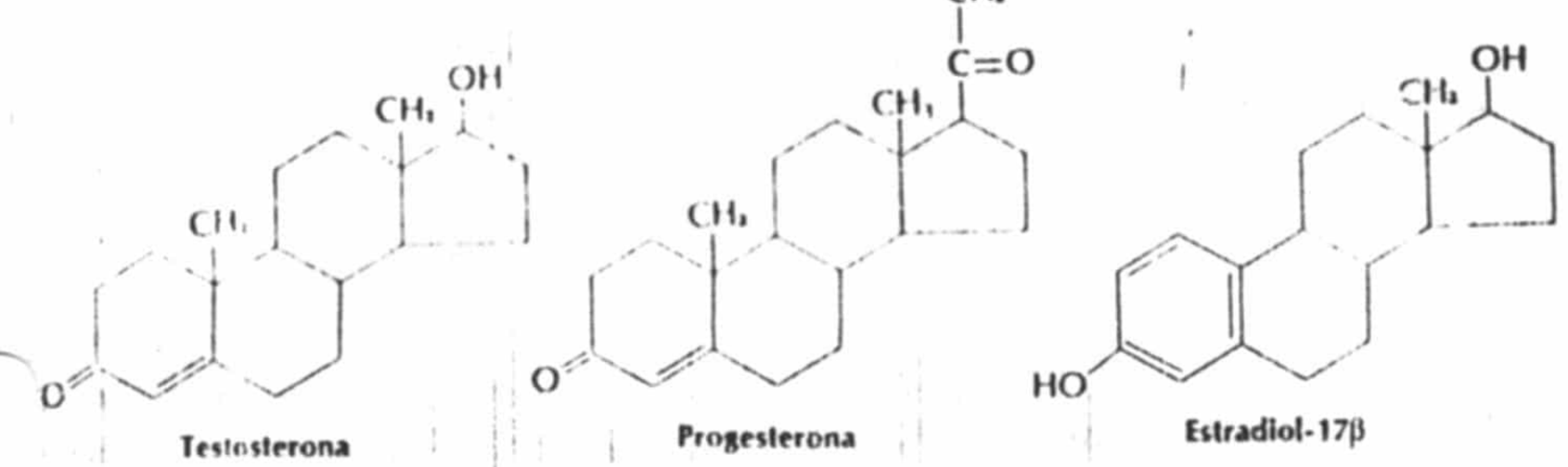


Figura 31-7

Tres hormonas sexuales que presentan, todas ellas, la misma estructura básica derivada del anillo del grupo del esterano. La hormona sexual femenina estradiol - 17 β (un estrógeno) es un esteroide de 18 átomos de carbono con un anillo aromático A *(el primer anillo a la izquierda)*. La hormona sexual masculina testosterona es un esteroide con 19 átomos de carbono y un grupo carbonilo (C = O) sobre el anillo A. La hormona femenina del embarazo, la progesterona, es un esteroide de 21 átomos de carbono que también lleva el grupo carbonilo en el anillo A.

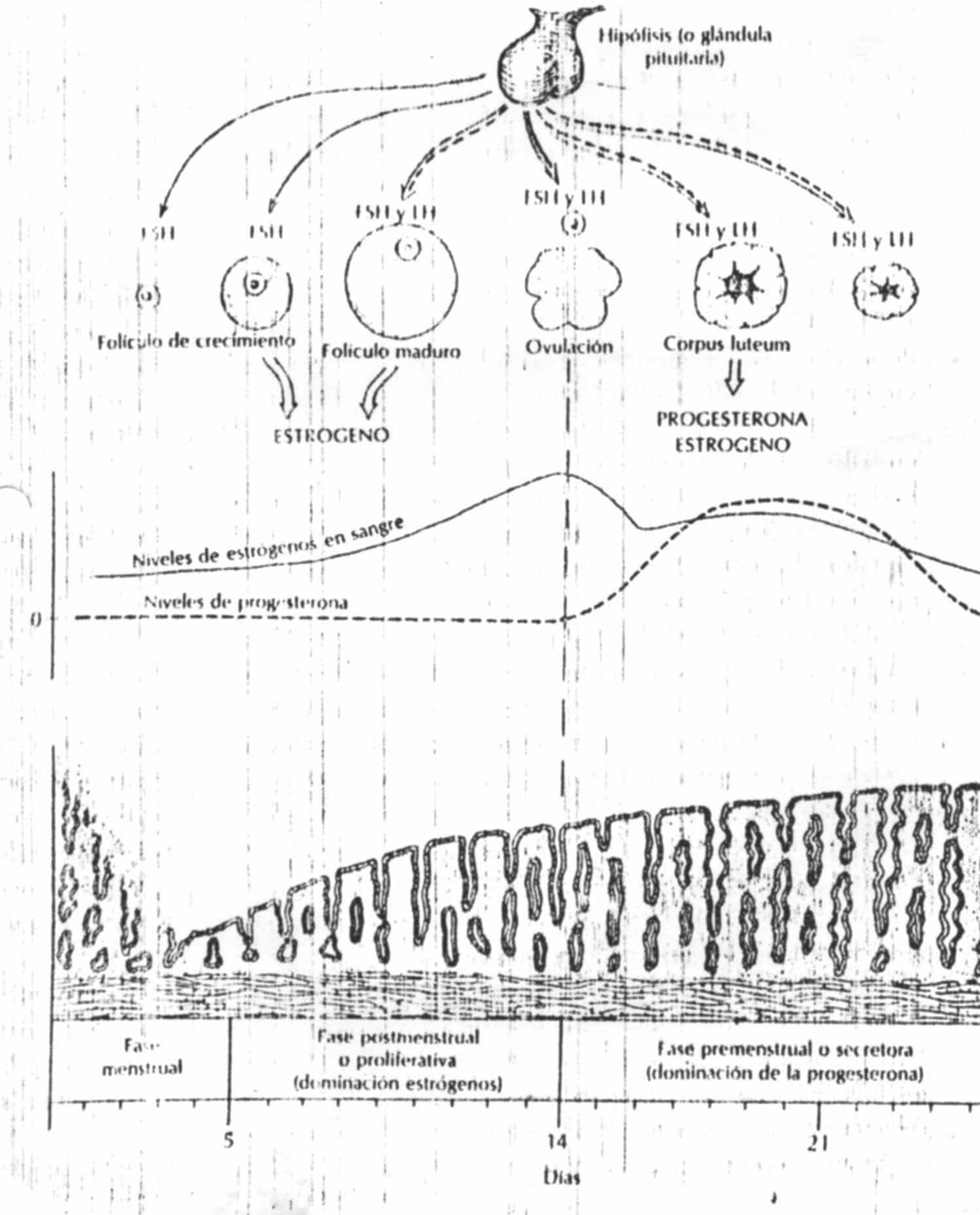


Figura 31-8

Ciclo menstrual en la mujer mostrando la relación hormonal - ovárico - uterina. El desarrollo y eventual colapso del endometrio uterino están determinados por los niveles en sangre de las hormonas sexuales estrógeno *(en negro)* y progesterona *(líneas de trazos)*. La secreción de las hormonas sexuales (estrógeno a partir del folículo; progesterona a partir del cuerpo lúteo) está controlada por el conjunto de hormonas que proceden de la hipófisis.

que los jóvenes nacen en la estación del año en que las condiciones para su desarrollo son las más favorables. Los mamíferos tienen dos tipos principales de reproducción: el **ciclo estral** (característico de la mayor parte de los mamíferos) y el **ciclo menstrual** (característico de los primates solamente). Estas dos formas cíclicas difieren en dos aspectos. Primero, en el ciclo estral, pero no en el ciclo menstrual, la hembra está dispuesta a recibir al macho (es decir, está en «celo») sólo en algunos períodos restringidos del año. Segundo, el ciclo menstrual, pero no el estral, termina con el colapso y el desprendimiento del revestimiento uterino (endometrio). En el animal con estro cada ciclo termina con el revestimiento uterino simplemente volviendo a su estado original, sin la hemorragia característica del ciclo menstrual. (La hemorragia que aparece en perros y gatos cuando están en celo no está causada por el desprendimiento de la mucosa o capa uterina, sino por los glóbulos rojos que pasan a través de la pared de la vagina.)

Pero estas diferencias realmente son variaciones menores de un tema básico. La regulación hormonal de los ciclos reproductores es de tal modo semejante para todos los mamíferos que una gran parte de lo que conocemos acerca de las hormonas reproductoras humanas procede de estudios de laboratorio sobre cualquier rata blanca, un roedor que tiene un ciclo estral. Las diferencias se hacen más notables cuando estudiamos vertebrados inferiores, pero incluso entre los peces la mayor parte de sus hormonas reproductoras también se encuentran en el hombre. Sin embargo, nuestra discusión sobre este área tan extensa debe ser breve, nos restringiremos en nuestras consideraciones solamente al hombre.

El ovario produce dos tipos de hormonas sexuales: **estrógenos** y **progesterona** (fig. 31-7). Los estrógenos (principalmente el estradiol) son responsables del desarrollo de las estructuras sexuales accesorias de la hembra (útero, oviductos y vagina), y los caracteres sexuales secundarios, tales como el desarrollo mamario y el característico desarrollo del esqueleto, la disposición de la grasa, y la distribución del pelo en la hembra. La progesterona se encarga de preparar al útero para recibir el embrión en desarrollo. Estas hormonas están controladas por las **gonadotropinas** de la hipófisis, que estimula los folículos (hormona FSH) y la hormona leutenizante (LH) (figura 31-8).

El ciclo menstrual comienza con la liberación en la corriente sanguínea del FSH procedente del lóbulo anterior de la hipófisis (fig. 31-8). Al alcanzar el ovario, estimula el crecimiento de uno de los varios millares de folículos presentes en cada ovario. Al madurar el huevo, el folículo crece hasta reventar, dejando libre al óvulo en la superficie del ovario. Este acontecimiento, llamado **ovulación,** normalmente ocurre aproximadamente en el 14 día del ciclo.

Ahora sigue el período más crítico del ciclo, pues a menos que el óvulo maduro sea fecundado al cabo de pocas horas morirá. Durante este período, el óvulo es arrastrado al interior de un oviducto (tubo de Falopio) y empieza su camino hacia el útero, empujado por los numerosos cilios que tapizan las paredes del oviducto. Si durante este tiempo ocurriese la cópula, el espermatozoide o los espermatozoides pueden atravesar el útero y hallar su camino en el interior del conducto, donde puede tener lugar la reunión y quedar el óvulo fecundado. El embrión continúa su desarrollo mientras sigue bajando por el oviducto hasta entrar en la cavidad uterina, donde permanece por uno o dos días, y entonces se implanta en el endometrio uterino ya preparado. Este es el principio del embarazo.

Examinemos ahora la intrincada serie de acontecimientos que ocurren tanto antes como después del principio del embarazo. Hemos visto que la hormona hipofisaria FSH comienza el ciclo reproductor al estimular el crecimiento de al menos uno de los folículos ováricos. Al agrandarse el folículo, libera estrógenos que preparan la cubierta interna uterina (endometrio) para la recepción del embrión.

La presencia del estrógeno en la sangre es percibida por la hipófisis, que responde

El tan anunciado primer «bebé probeta», nacido en Inglaterra en julio de 1978, fue un triunfo médico y tecnológico, el resultado de años de investigación en colaboración de R. G. Edwards y P. Steptoe. Mas propiamente llamada fecundación externa humana (FEH), el procedimiento se usa para superar la infecundidad causada, generalmente, por una malformación del oviducto que impide la fecundación. Primero, un óvulo debe ser retirado del ovario durante el estado final de maduración, exactamente antes de que se produzca la ovulación. Un instrumento especial que combina una fibra óptica luminica y una jeringa se introduce a través de una pequeña incisión practicada en la pared abdominal, se absorbe el ovulo sacándolo del folículo ovárico. El ovulo se coloca en una solución especialmente compuesta dentro de una placa de Petri y se fecunda con el esperma del varón. Se deja al huevo que se segmente hasta el estado de ocho células (aproximadamente dos dias), hasta que el útero haya alcanzado su éstado receptivo. Se introduce entonces el embrion en el útero mediante un tubo que pase a través del cérvix y se le deja para que se implante. El resultado de este caso, tecnicamente simple, es impredecible y solo un 20 % de los embriones implantados se desarrollan hasta estados avanzados de gestacion. A pesar de la baja tasa de exitos, más de una docena de bebés concebidos por el FEH habian ya nacido hacia el final de 1981. Esto, junto con recientes perfeccionamientos en la técnica, es una noticia esperanzadora para lás parejas sin hijos, pero qué pueden producir ovulos y espermatozoides normalmente.

frenando la producción de FSH. El estrógeno también fomenta la producción de la segunda hormona hipofisaria LH. Entonces la ovulación empieza. LH determina que las células que recubren el folículo roto proliferen rápidamente, llenando la cavidad con un característico cuerpo esponjoso amarillento llamado **cuerpo lúteo.** El cuerpo lúteo respondiendo a la continua estimulación de la LH, forma **progesterona** además de estradiol. La progesterona, como su nombre indica, estimula el útero para sufrir el cambio último de maduración que le prepara para la gestación.

El utero entonces está completamente dispuesto para alojar y nutrir al embrión en el caso de que este útimo se fije en la superficie del útero, generalmente sobre siete días después de la ovulación. Si *no* ha ocurrido la fecundación, el cuerpo lúteo desaparece, y sus hormonas ya no son secretadas. Mientras que la cubierta uterina (endometrio) depende de la progesterona y estrógeno para su mantenimiento, la falta de ellas determina que el endometrio se deshidrate y desprenda, produciendo la descarga menstrual. Sin embargo, si el óvulo ha sido fecundado e implantado, el cuerpo lúteo continúa aportando la hormona sexual necesaria para el mantenimiento del endometrio uterino maduro. Durante las primeras semanas de embarazo, la placenta se desarrolla y empieza a producir las hormonas progesterona y estrógeno, reemplazando pronto al cuerpo lúteo en esta función.

A medida que avanza el embarazo, la progesterona y estrógeno preparan la mama para la producción de leche. La verdadera secreción y emisión de leche después del nacimiento (lactación) es el resultado de otras dos hormonas, **prolactina** y **oxitocina.** La leche no se segrega durante el embarazo debido a que las hormonas placentarias inhiben la emisión de prolactina por la hipófisis. La placenta, lo mismo que el cuerpo lúteo que la ha precedido, se convierte en una glándula especial endocrina de la gestación. Después del parto, muchos mamíferos se comen la placenta (sobreparto), una conducta que sirve para eliminar pruebas que revelan un nacimiento ante depredadores potenciales.

La hormona sexual masculina **testosterona** (fig. 31-7) es producida por las **células intersticiales** del testículo. La testosterona es necesaria para el crecimiento y desarrollo de las estructuras masculinas accesorias (pene, conductos espermáticos, glándulas), para el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios del macho (distribución del pelo, calidad de la voz, desarrollo del esqueleto y de la musculatura), y para la conducta sexual masculina. Las mismas hormonas hipofisarias que regulan el ciclo reproductor femenino, FSH y LH, también se producen en el macho, donde guían el crecimiento de los testículos y su secreción de testosterona.

DIVERSAS MODALIDADES DE REPRODUCCION

Los animales se pueden dividir en tres clases, según los métodos que empleen para alimentar a sus crías. Animales que dejan sus huevos en el exterior del cuerpo para que se desarrollen y que son llamados **oviparos** (latín: *ovum,* huevo + *parere,* parir). En tales casos, los huevos pueden ser fecundados dentro o fuera del cuerpo. Algunos animales retienen sus huevos en el cuerpo (en el oviducto) mientras que se desarrollan, pero el embrion tiene su alimento por si mismo del huevo y no de la madre. Estos son llamados **ovovivíparos** (latín: *ovum,* huevo, + *vivere,* vivir, + *parere,* parir). En el tercer tipo; el huevo se desarrolla en el útero, pero pronto el embrión en su desarrollo forma una relación íntima con las paredes del útero y obtiene su nutrición directamente del alimento que es tomado por la madre. Este tipo es el llamado **vivíparo** (latín: *vivus,* vivo; + *parere,* parir). En estos dos últimos casos, el individuo nace vivo.

¿Es la leche materna superior a las fórmulas artificiales? La pregunta es importante porque sólo aproximadamente un niño de cada tres es alimentado al pecho, tan siquiera hasta un mes de edad, aunque la tendencia entre las madres modernas es no al amamantamiento. (Por comparación, en 1900, el 50 % de todas las madres amamantaban sus niños hasta *al menos* 12 meses de edad.) La leche humana es diferente de la de la vaca y es más compleja de lo que sugiere la lista de la composición de sus macronutrientes (proteínas, hidratos de carbono, lípidos). La leche contiene varios factores conocidos para jugar un papel vital en el desarrollo y en el crecimiento, aunque la función de otros quede por conocer. Por ejemplo, los anticuerpos de la leche humana ayudan al recién nacido a resistir infecciones. Entre las diferentes hormonas presentes en la leche, se han identificado recientemente hormonas conocidas como factores de crecimiento. La estudiada más intensamente de todas éstas es el factor de crecimiento epidérmico (FCE), que acelera la diferenciación del tracto gastrointestinal, estimula la producción de enzimas digestivas, acelera la maduración del tejido pulmonar (especialmente importante para los bebés prematuros), y acelera el crecimiento epidérmico en todo el cuerpo. Los numerosos efectos de FCE solamente están siendo ahora catalogados por los investigadores, pero se ve muy claro que ninguna fórmula comercial puede ser igual a la leche materna.

Ejemplos de oviparidad se encuentran entre muchos invertebrados y vertebrados. Todas las aves son de este tipo. La ovoviviparidad es común entre ciertos peces, lagartos y algunas serpientes. La viviparidad está confinada totalmente a los mamíferos y algunos elasmobranquios. Esta modalidad en los peces ha sido descrita con más detalle en la página 450.

Los aspectos estructurales, fisiológicos y etológicos de la reproducción sexual muestran una increíble diversidad, que excede la de cualquier otro sistema. La diversidad se expresa en los métodos de fecundación, tipos de hábitats, estructura de los sistemas reproductores, cuidados prenatales de los jóvenes y cambios estacionales y fisiológicos en los animales. En la Segunda Parte de este libro se han descrito muchos ejemplos de diversidad de adaptaciones reproductoras. La adaptación más imaginativa evolutivamente parece haber ocurrido en el área de la sexualidad. La literatura sobre este asunto es fascinante; algunas lecturas sugestivas se han incluido en las referencias para este capítulo.

Resumen

La reproducción es una propiedad universal de todos los organismos vivientes. La reproducción asexual, característica de las formas más sencillas de vida, es rápida y directa porque un solo organismo produce genéticamente copias idénticas de sí mismo. Puede ocurrir por escisión, gemación, fragmentación o esporulación. La reproducción sexual incluye la producción de células sexuales (gametos), generalmente por los dos progenitores, que forman por fecundación un zigoto que desarrollará un nuevo individuo. Las células sexuales se forman por meiosis, reduciendo el número de cromosomas al haploide, y el número diploide de cromosomas se recupera mediante la fecundación. La reproducción sexual recombina los caracteres de los progenitores, y entonces se restaura y amplía la diversidad genética; esto es muy importante para la evolución. Dos alternativas a la reproducción típica biparental son la partenogenésis, el desarrollo de un huevo sin fecundar, y el hermafroditismo, la presencia de órganos tanto masculinos como femeninos en el mismo individuo.

La reproducción sexual supone un pesado coste en tiempo y energía, requiere comportamientos de cooperación en la cópula, y supone un 50 % de pérdida de la representación genética de cada progenitor en la prole. El sexo probablemente se ha desarrollado porque produce una descendencia diversificada con una mejor adecuación a los cambios ambientales.

El sistema reproductor masculino humano comprende los testículos, compuestos de túbulos seminíferos en los que millones de espermatozoides se están formando continuamente, un sistema de conductos (vasos eferentes y vasos deferentes) que se unen a la uretra, glándulas (vesículas seminales, próstata, glándula de Cowper) y el pene. El sistema femenino humano incluye los ovarios, que contienen miles de óvulos dentro de folículos; oviductos portadores de los óvulos, útero y vagina.

En los vertebrados, las células germinales primordiales aparecen en el saco vitelino endodérmico, y de ahí emigran a la gónada. En los mamíferos, la gónada se convertirá en testículo en respuesta a los realizadores masculinizantes del cromosoma. Y, y en ovario en ausencia de tales realizadores en la hembra.

En los animales bisexuales, el material genético se distribuye a la descendencia contenida en los gametos (óvulos y espermatozoides), producidos mediante meiosis. Cada célula somática en cualquier organismo tiene dos cromosomas de cada tipo (cromosomas homólogos) y por lo tanto es diploide. La meiosis separa los cromosomas homólogos, de manera que cada gameto tiene sólo la mitad del número de cromosomas somáticos, es decir número haploide. En la primera división meiótica, los centró-